Q 型烟粉虱在中国的入侵生态过程及机制

褚 栋1,潘慧鹏2,国 栋1,陶云荔1,刘佰明2,张友军2,*

(1. 青岛农业大学农学与植物保护学院,山东省植物病虫害综合防控重点实验室,山东青岛 266109; 2. 中国农业科学院蔬菜花卉研究所,北京 100094)

摘要:外来种的入侵生态过程及机制是入侵生物学重要的研究内容,相关领域的案例分析对入侵生物学学科构建具有重要的理论意义,对于入侵生物的防控具有重要的实践价值。但迄今中国对外来种的入侵生态过程及机制案例分析较少。而近 10 年来中国学者对重大入侵昆虫 Q 型烟粉虱 Bemisia tabaci 的研究为这方面的分析提供了可能。基于上述因素,本文以 Q 型烟粉虱为例,追溯了 Q 型烟粉虱成功入侵中国的生态过程,总结了该昆虫成功入侵的生态过程特征,从种群遗传结构、生态因子及人类活动等方面解析了该虫成功入侵的机制,展望了 Q 型烟粉虱入侵生物学未来的研究方向。我们认为,Q 型在中国的入侵生态过程具有传入隐蔽、扩散快速、危害严重等特点;Q 型烟粉虱成功入侵中国涉及 Q 型烟粉虱种群遗传学基础、生态因子及人类活动等多种因素,其中杀虫剂在中国的大量使用对 Q 型取代 B 型的驱动作用可能是 Q 型烟粉虱在中国成功入侵的重要因素。

关键词: Q 型烟粉虱; 生物入侵; 入侵生物学; 生态过程; 入侵机制

中图分类号: Q968 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2012)12-1399-07

Ecological processes and mechanisms of invasion of the alien whitefly *Bemisia tabaci* biotype Q in China

CHU Dong¹, PAN Hui-Peng², GUO Dong¹, TAO Yun-Li¹, LIU Bai-Ming², ZHANG You-Jun^{2,*} (1. Key Laboratory of Integrated Crop Pest Management of Shandong Province, College of Agronomy and Plant Protection, Qingdao Agricultural University, Qingdao, Shandong 266109, China; 2. Department of Plant Protection, Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: The ecological processes and mechanisms of alien species invasion are important parts of invasion biology. The case study of ecological processes and mechanisms of invasion of the important alien species is of significance to the construction of invasion biology discipline and the management of the invasive species as well. The case study of the alien species in China, however, was rather scarce till the present. The systematic study of an important alien whitefly, Bemisia tabaci biotype Q, in China during the past 10 years has provided an excellent chance for us to analyze the ecological processes and mechanisms of the alien species invasion. In this article, the ecological processes of B. tabaci biotype Q in China during the past 10 years are traced, the characteristics of its invasion processes are summarized, the invasion mechanisms of the pest is analyzed from the viewpoint of genetic structure of invasive populations, biological factors and human activities, and the future research directions of invasion biology of B. tabaci biotype Q are also prospected. We conclude that there are three main characteristics of the invasion processes of biotype Q in China: the introduction was cryptic, the spread speed was fast, and the damage was severe. The mechanisms of invasion of biotype Q in China are associated with the genetic basis of the introduced populations, the ecological factors and a variety of human activities. Among them, the wide application of insecticides, which is beneficial to the displacement of biotype B by Q, might be the most important factor involved in the successful invasion of biotype Q in China.

Key words: Bemisia tabaci biotype Q; biological invasion; invasion biology; ecological processes; invasion mechanism

基金项目:国家自然科学基金项目(31071747,31272105);青岛农业大学高层次人才基金项目(631212);泰山学者建设工程专项经费作者简介:褚栋,男,1977年生,山东枣庄人,博士,教授,主要从事生物入侵研究,E-mail:chinachudong@sina.com

^{*}通讯作者 Corresponding author, E-mail; zhangyj@ mail. caas. net. cn 收稿日期 Received; 2012-10-21; 接受日期 Accepted; 2012-12-08

自 20 世纪 80 年代以来,随着经济全球化的发展,生物入侵引起人们的广泛关注,至今已逐渐形成了完整的学科体系——入侵生物学。入侵生物学是研究外来种的入侵性、生态系统的可入侵性,以及入侵种防控的一门多领域交叉的学科。它既着重于研究外来种传入至成灾的过程与机理,又着重于发展入侵生态过程中的防控技术体系(万方浩等,2011)。外来种往往是在其造成危害后才引起人们的关注,它的入侵生态过程及特点往往难以确定;外来种入侵生态过程中的遗传变异以及生态机制研究往往具有滞后性。因此,对重大外来种入侵生态过程及机制的案例分析对上述研究具有重要的借鉴作用。国内入侵生物学研究起步相对较晚,对于外来种入侵生态过程及机制研究的个案分析较少。

烟粉虱 Bemisia tabaci (Gennadius)是一种重要的世界性农业害虫。近年来的研究表明,烟粉虱可能是含有许多姊妹种的物种复合体(species complex)。前人基于寄主范围、抗药性差异、传毒能力差异等划分的烟粉虱不同生物型可能属于不同的隐种。其中,入侵性较强、分布较广的 B 型烟粉虱和 Q 型烟粉虱被定为中东/亚细亚 1 (Middle East-Asia Minor 1)与地中海 (Mediterranean)隐种 (De Barro et al., 2011)。为了与前人资料保持一致性,便于论述,本文仍沿用烟粉虱生物型命名。

在中国,Q型烟粉虱的入侵过程有相对完整、系统的记录;同时,近10年来国内许多学者从入侵生物学的角度对Q型烟粉虱入侵机制开展了许多研究,积累了大量的资料,这些为中国外来种入侵生态过程与机制案例分析提供了可能。因此,本文以Q型烟粉虱为例,追溯了该昆虫成功入侵中国的生态过程,总结了其入侵过程的特征;从种群遗传结构、生态因子及人类活动等方面解析了Q型烟粉虱成功入侵的机制,探讨了该昆虫入侵生物学未来的研究方向。

1 Q 型烟粉虱在中国的入侵生态过程

在中国,1949年就有烟粉虱的记载,但一直不是农业主要害虫。根据资料推测,这些烟粉虱应是分布在中国的土著烟粉虱。20世纪90年代中后期,B型烟粉虱传入中国,给农业生产造成了严重的经济损失(罗晨等,2002),并在很长的一段时期内是中国农区主要的烟粉虱。如利用RAPD方法对1999年12月-2001年9月对中国14个省份23个

烟粉虱种群鉴定发现,有17个种群是B型,这些种群主要分布在交通便利的城市或沿海地区,而其他非B型烟粉虱则主要分布在交通不便的山区或内陆(邱宝利等,2003)。

利用线粒体细胞色素氧化酶 I (mtCO I)对 2003 年 9 - 10 月在中国 10 个省份采集的烟粉虱种群初步鉴定时,发现云南昆明的一品红种群为 Q 型烟粉虱(褚栋等,2005a)。进一步通过系统发育分析确定这种烟粉虱为外来烟粉虱,可能源于地中海地区(褚栋等,2005b)。随后,通过 mtCO I 及微卫星分子标记对 10 个省份种群进行了生物型鉴定发现,除云南昆明存在 Q 型种群外,北京、河南郑州等地也有 Q 型少量个体的危害(Chu et al., 2006,2012a)。

随后在全国不同地区采集的烟粉虱种群生物型鉴定中发现,Q型烟粉虱呈现逐年上升的趋势。2007年9-10月在15个省份采集的22个烟粉虱种群中有19个种群中存在Q型,其中10个种群中Q型比例在50%以上(Teng et al., 2010)。2008年10月-2009年10月在8个省份采集的14个种群中有9个Q型种群、3个B型种群以及2个B/Q型烟粉虱混合种群(Wang et al., 2010)。2009年6月-2010年3月在16个省份烟粉虱种群中有12个省份存在Q型(Hu et al., 2011);2009年7-12月份18个省份采集的55个种群中,43个种群为Q型(Pan et al., 2011)。

生物入侵是一个有序的生态过程,即有传入、定殖、潜伏、扩散与暴发几个阶段。尽管各文献中涉及的生物型监测并非定点监测,但是根据上述生物型监测结果我们仍然可以推知:在国家这个尺度上,2003年或较早些时期,属于Q型烟粉虱传入/定殖阶段;2004-2007年,属于Q型烟粉虱非散阶段;2008年以来,属于Q型烟粉虱暴发危害阶段。

2 Q 型烟粉虱在中国入侵生态过程的特点

通过对 Q 型烟粉虱在中国的入侵生态过程进一步的综合分析,发现 Q 型在中国的入侵生态过程具有传入隐蔽、扩散快速、危害严重等特点。

2.1 传入隐蔽

除了Q型烟粉虱个体较小等原因致使其入侵 具有隐蔽性外,而更为隐蔽的是Q型烟粉虱与早期 入侵的B型烟粉虱(或土著烟粉虱)无法形态区分 而致使人们对其入侵视而不觉。这种在形态上与土 著物种或早期建群种不能或难以区分的外来种在人们未觉察的状态下成功人侵的过程被称之为隐蔽人侵(cryptic invasion),它主要包括外来姊妹种、不同遗传支系、不同地理种群的人侵等几种类型(Saltonstall, 2002; Miura, 2007; 褚栋等, 2012)。

在中国,Q型的入侵主要以姊妹种的形式传入B型(或土著烟粉虱)分布区(Teng et al., 2010; Wang et al., 2010; Rao et al., 2011; Hu et al., 2011; Pan et al., 2011)。在美国还存在Q型不同支系的隐蔽入侵方式(Chu et al., 2008)。Q型烟粉虱与其他烟粉虱在形态上难以区分,往往需要分子标记等进一步鉴别。Q型烟粉虱的传入就是通过mtCOI鉴定发现的(褚栋等, 2005a)。Q型烟粉虱的隐蔽入侵给该害虫种群监测以及防控造成了困难。

2.2 扩散快速

从国家尺度上看,Q型烟粉虱在中国从发现到 成为田间优势生物型,仅仅用了4年左右(2004-2007年)的时间。同时,在地区尺度上来看,Q型 烟粉虱在局部地区的扩散速度也是与全国范围内扩 散速度类似的。例如在山东省,2005年对济南、枣 庄、聊城烟粉虱取样发现仅在聊城 Q 型占 1.4% 的 比例;对2006年7个地区种群监测发现,聊城、德 州、寿光、淄博种群存在 Q 型, 而且除寿光外其他 各地的 Q 型比例较低; 对 2007 年 6 个地区监测发 现,所有地区均存在Q型,其中4个地区中Q型成 为了优势生物型(>50%);随后几年至今,Q型一 直处于优势地位(Chu et al., 2010a, 2010b)。对 2005 - 2007 年湖北省 19 个地区 191 个烟粉虱样品 监测表明, 2007 年 Q 型成为了该省烟粉虱主要生 物型(Rao et al., 2011)。对 2005 - 2009 年江苏省 13 个地级市烟粉虱生物型的检测表明, 从 2005 年 开始 B 型在该省的发生分布逐年下降, 到 2008 年 和 2009 年仅有苏北少数地区能检测到 B 型; 而 Q 型的发生分布呈现出快速上升的态势, Q 型在苏北 的比例由 2005 年的 47% 上升至 2009 年的 78%, 在 苏南的比例由 2005 年的 43% 上升至 2009 年的 91%(沈媛等, 2011)。上述3个省份长期定点监测 表明, Q 型在田间取代 B 型成为优势生物型的速度 是十分迅速的。

2.3 危害严重

近年来,由烟粉虱传播的双生病毒随着烟粉虱的扩散蔓延而不断扩散危害。仅 2009 年烟粉虱传播的双生病毒病对蔬菜产业造成的经济损失就达

50 亿元,严重影响了蔬菜产品安全和市场供应 (http://www. cab. zju. edu. cn/IAE/chuazhujiyu. html)。例如,由烟粉虱传播的番茄黄化曲叶病毒 (tomato yellow leaf curl virus, TYLCV) 导致的病毒病(tomato yellow leaf curl disease, TYLCD)不断扩散危害(Wu et al., 2006; Mugiira et al., 2008;季英华等, 2008; 孙作文等, 2009),江苏、河南、山东等局部地区的番茄甚至绝产。

研究表明, TYLCV 在中国的扩散与 Q 型烟粉 虱的扩散密切相关,这主要体现在两个方面。第 一,无论从国家层面还是在地区层面上看,TYLCD 的发生时间与 Q 型烟粉虱传入时间十分吻合。 TYLCV 首先于 2006 年在上海被检测到 (Mugiira et al., 2008), 随后在许多省份相继发现其危害(孙作 文等, 2009)。奇怪的是, B 型烟粉虱虽然在中国已 发生危害 10 多年, 但是 TYLCV 一直没有发生严重 危害。而在全国范围内 TYLCV 的传入扩散与 Q 型 烟粉虱的传入发生危害在时间上十分吻合。Q 型烟 粉虱自2003 年发生以来(Chu et al., 2006), 又相继 在许多省份被发现; 2008 年后在全国多个省份取代 B型烟粉虱成为了优势生物型(Chu et al., 2010a, 2010b; Teng et al., 2010)。我们持续7年(2005-2011年)对山东省烟粉虱生物型监测也表明 TYLCV 的传入扩散与 Q 型烟粉虱的传入在时间上也十分 吻合: 在 2005 - 2006 年 Q 型烟粉虱在山东局部地 区被零星发现;而2007年后Q型烟粉虱在山东各 地的比例逐年上升(Chu et al., 2010a, 2010b); 2007 年秋天 TYLCD 只在山东菏泽和淄博被零星发 现,随后于2008年在潍坊、聊城、济宁、青岛和枣 庄等地均发现了该病毒的严重危害(孙作文等, 2009)。可见,伴随着Q型烟粉虱入侵山东的2~3 年内, TYLCD 在整个山东蔓延开来。第二, 从 TYLCV 在Q型烟粉虱感染率以及Q型烟粉虱获毒、 传毒能力等方面来看, Q 型烟粉虱相对于 B 型具有 更强的传毒能力以及驱动 TYLCV 扩散的更大的可 能性。对中国 18 个省份 55 个地区 12 个 B 型与 43 个Q型种群体内 TYLCV 感染率研究发现, Q型烟 粉虱种群比例、个体感染率(分别为 39.5% 和 24.4%) 均显著高于 B 型(分别为 8.3% 和 4.2%) (Pan et al., 2012)。室内研究也表明, Q 型烟粉虱 比 B 型具有更强的获毒、传毒能力, 尤其是 Q 型烟 粉虱能更快的获取最大病毒载量(maximum viral load), 并且 Q 型烟粉虱比 B 型具有更高的水平传 播率(Pan et al., 2012)。

3 Q型烟粉虱成功入侵中国的机制

Q型烟粉虱成功入侵中国涉及Q型烟粉虱种群遗传学基础、生态因子及人类活动等多种因素,这些影响因素在不同入侵阶段的重要性也可能不同。在中国,早期传入的B型烟粉虱与Q型的竞争是影响Q型成功入侵的重要因素,一些生态因子(如寄主植物、天敌等)与人类活动(如花卉调运、使用杀虫剂等)均可能影响B型与Q型烟粉虱的竞争结果,其中杀虫剂在中国的大量使用对Q型取代B型的驱动作用可能是Q型烟粉虱在中国成功入侵的重要因素。

3.1 Q型烟粉虱的遗传结构

基于线粒体单倍型与微卫星等位基因比较发 现,山东地区Q型烟粉虱的来源种群具有地理偏倚 性,即均来源于西地中海地区;而Q型烟粉虱东部 地中海种群则没有传入山东地区(Chu et al., 2011)。通过 mtCOI 单倍型网络关系分析以及微卫 星等位基因分析(高长生等, 2012)均表明: 在原产 地, Q 型烟粉虱东地中海种群(非入侵来源种群)、 西地中海种群(入侵来源种群)都具有较高的遗传 异质性, 均含有许多特有的线粒体单倍型或微卫星 等位基因。同时, 西地中海种群比东地中海种群具 有较多的特有微卫星等位基因(核基因),这些不同 的核基因可能是 Q 型入侵种群快速进化的遗传学 基础。西地中海种群的遗传变异也有可能在传入中 国新的环境下表现出新的表型,如较高的抗药性、 较强的寄主适应性等, 进而为其竞争取代 B 型以及 成功入侵奠定了生物学基础。

物种的遗传多样性与其生态适应性密切相关,一般认为遗传多样性高的种群具有较强的环境适应性。通过Q型烟粉虱原产地种群与山东省入侵种群的线粒体遗传多样性、核基因多样性比较发现,尽管山东省Q型烟粉虱入侵种群的线粒体遗传多样性指数显著降低,但其核基因多样性指数(基于微卫星标记)没有显著差异(Chu et al., 2011)。因此,我们推测Q型烟粉虱入侵种群的核基因多样性可能在其生态适应过程中起着更为重要的作用。

3.2 影响 Q 型烟粉虱入侵的生态因子

寄主植物是影响 Q 型烟粉虱成功入侵的重要生态因子。前人研究发现在一些杂草上和部分农作物上 Q 型烟粉虱比 B 型具有更强的生物学优势(Muňiz, 2000; Muňiz and Nombela, 2001)。国内研

究表明,相对于 B 型烟粉虱, Q 型在某些寄主植物 上具有更强的适应性。例如, 在田间调查中也发 现, Q型烟粉虱比 B型对一些寄主植物如辣椒能有 更好的适应性(徐婧等, 2006; Chu et al., 2012c)。 在浙江,辣椒是B型烟粉虱较不适应的寄主,而Q 型烟粉虱能大量繁殖扩增; 虽频繁使用杀虫剂, Q 型烟粉虱数量仍居高不下,每片叶成虫数达数百头 (徐婧等, 2006)。在山东各地烟粉虱生物型监测中 也发现,辣椒种群上全为 Q 型烟粉虱(Chu et al., 2012c)。在辣椒上,以Q型初始种群数量低于B型 初始种群数量(5 对:10 对)进行竞争取代实验时, 仅仅经过大概2个世代,Q型基本上完全取代B型 (Chu et al., 2012c)。在辣椒上, Q 型烟粉虱成虫死 亡率低于 B 型成虫, 而平均单雌产卵量、羽化率等 显著高于 B 型(Chu et al., 2012b)。日本学者研究 发现在甜椒上, Q 型烟粉虱若虫存活率(超过 70%)远远大于 B 型烟粉虱若虫存活率(仅为 6.1%); Q型烟粉虱曾在日本宫崎地区对甜椒造成 严重的危害,因此甜椒很可能是Q型烟粉虱的适宜 寄主(Iida et al., 2009)。此外, B 型烟粉虱在供试 的5种菜豆品系中,只能在1种菜豆品系上成功发 育为成虫, 而 Q 型烟粉虱能在供试的所有菜豆品系 中成功发育为成虫(Iida et al., 2009)。这些研究提 示, Q 型烟粉虱适宜而 B 型不适宜的寄主为 Q 型烟 粉虱的入侵提供了有利的生态位。然而,寄主植物 不能完全解释 Q 型取代 B 型的现象。

除了寄主植物的影响外, 天敌的影响也可能在 Q 型与 B 型烟粉虱互作中起着一定的作用。浅黄恩 蚜小蜂 Encarsia sophia 在中国广泛分布且在南方为 粉虱优势寄生蜂种。王继红等(2011)研究表明:相 对于 Q 型烟粉虱, 浅黄恩蚜小蜂倾向于选择 B 型若 虫作为寄主; 浅黄恩蚜小蜂对 B 型与 Q 型烟粉虱若 虫的体外检测时间差异不显著,而寄生 Q 型烟粉虱 若虫时的体内检测和产卵时间(190.2 ± 14.6 s)显 著高于寄生 B 型烟粉虱时所用时间(140.0±7.5 s);在非选择条件下,浅黄恩蚜小蜂寄生 B 型烟粉 虱若虫的数量(8.1 ±0.5 头)及总产卵量(9.3 ±0.6 粒)显著高于寄生 Q 型烟粉虱的数量(6.3 ± 0.5 头)及总产卵量(7.0±0.6粒);在选择性条件下, 该蜂寄生 B 型烟粉虱若虫量(3.1 ±0.4 头)、总产 卵量(3.8±0.5粒)及被寄生若虫单头着卵量 (1.2±0.1粒)都显著高于对Q型的寄生(分别为 1.8 ± 0.3 头、1.8 ± 0.4 粒及 0.7 ± 0.1 粒)。田间 浅黄恩蚜小蜂的存在是否有助于 Q 型烟粉虱成为

优势生物型,还需进一步研究。

3.3 人类活动对 Q 型烟粉虱入侵的影响

Q型烟粉虱的传入与人类活动尤其是花卉等植物调运密切相关。在中国云南昆明的首次发现表明,该害虫的传入可能与1999年在云南召开的世界园艺博览会密切相关(Chu et al., 2006)。无独有偶,2006年辽宁省沈阳世界园艺博览会园区展览植物上发现的烟粉虱也是Q型(付海滨等,2007)。人类活动不仅与Q型烟粉虱的传入相关,也可能是驱动Q型扩散的重要因素。Q型烟粉虱种群存在着短距离自然扩散,但长距离扩散还是与人类活动相关。例如,2009年我们曾经对济南市多个花卉市场一品红烟粉虱种群鉴定发现均为Q型烟粉虱(褚栋等,未发表资料);由此可以推测Q型烟粉虱的长距离扩散与花卉等调运密切相关。

人们为了控制烟粉虱等的危害而大量使用的杀虫剂,这些措施可能是驱动 Q 型取代 B 型烟粉虱的重要因素。室内研究发现,在没有杀虫剂选择压力的条件下, B 型能取代 Q 型烟粉虱(武淑文等,2010);而在噻虫嗪、联苯菊酯等杀虫剂的选择压力下, Q 型能取代 B 型烟粉虱(潘慧鹏等,未发表材料)。田间种群抗药性监测也表明, Q 型烟粉虱对常用杀虫剂的抗药性往往高于 B 型。如 Luo等(2010)研究发现田间 Q 型和 B 型烟粉虱对联苯菊酯、氯氰菊酯、阿维菌素和吡丙醚的抗性水平差异不大,但 Q 型烟粉虱种群对新烟碱类杀虫剂(啶虫胀、吡虫啉和噻虫嗪)的抗性是 B 型种群的 20~170 倍。因此,杀虫剂在田间 Q 型取代 B 型烟粉虱过程中可能起着重要的驱动作用。

4 展望

尽管 Q 型烟粉虱在中国的入侵生物学研究取得了很多重要成果,但是许多科学问题尚需进一步的研究,例如: (1)为什么传入中国的 Q 型烟粉虱仅仅来自于西地中海地区,即为什么中国 Q 型入侵种群具有地理偏倚性的问题? 前人在许多入侵种如斑马纹贻贝 Dreissena polymorpha (Gelembiuk et al., 2006)、真宽水蚤 Eurytemora affinis (Winkler et al., 2008)、阿根廷蚂蚁 Linepithema humile (Tsutsui et al., 2001)、红火蚁 Solenopsis invicta (Caldera et al., 2008)中都发现了这个问题。原产地不同入侵性种群遗传结构的比较研究,为揭示外来种起源种群偏倚性提供了新的研究视角,将会为进一步解析入侵

种群的生活史特征、生态机制(如生理忍耐性差异) 等奠定基础(Winkler et al., 2008)。(2)Q 型烟粉虱 在2003年左右传入中国,2004年左右传入美国; 虽然 Q 型烟粉虱传入两个国家的时间相近, 然而为 什么Q型在中国广大农区能够暴发成灾而在美国 至今仅在温室内发现? 是否与 Q 型入侵种群的来 源、遗传多样性、快速适应性进化能力差异有关? Q型烟粉虱不同人侵种群的遗传结构比较研究会为 揭示这些差异提供重要信息。(3)中国 Q 型烟粉虱 与以色列 Q 型烟粉虱传播 TYLCV 能力不同。以色 列Q型烟粉虱传播 TYLCV 的能力较差, 几乎不传 播双生病毒(Gottlieb et al., 2010), 为什么中国 Q 型烟粉虱则能够有效传播 TYLCV? (4)Q 型烟粉虱 对有效控制 B 型烟粉虱的杀虫剂具有较高的抗性 (Dennehy et al., 2005), 尤其是 Q 型烟粉虱对新烟 碱类等化学杀虫剂(Horowitz et al., 2003; Rauch and Nauen, 2003) 更易产生较高抗性。而且在没有 杀虫剂选择压力下, Q 型烟粉虱对新类烟碱杀虫剂 的抗性比较稳定(Nauen et al., 2002; Rauch and Nauen, 2003)。B 型与 Q 型烟粉虱出现这种差异的 分子机理是什么? 上述科学问题的解决不仅对于 0 型烟粉虱入侵机制具有重要的理论意义,对于该害 虫防控具有重要的指导作用,而且对其他入侵种的 研究也具有重要的参考价值。

参考文献 (References)

- Caldera EJ, Ross KG, DeHeer C, Shoemaker DD, 2008. Putative native source of the invasive fire ant *Solenopsis invicta* in the USA. *Biological Invasions*, 10: 1457 – 1479.
- Chu D, Gao CS, De Barro P, Zhang YJ, Wan FH, 2011. Investigation of the genetic diversity of an invasive whitefly in China using both mitochondrial and nuclear DNA markers. *Bulletin of Entomological Research*, 101: 477 – 486.
- Chu D, Guo D, Pan HP, Zhang YJ, Wan FH, 2012. Cryptic invasion of alien species: types and effects. *Acta Entomologica Sinica*, 55(3): 218-225. [褚栋, 国栋, 潘慧鹏, 张友军, 万方浩, 2012. 外来种隐蔽入侵: 类型及影响. 昆虫学报, 55(3): 218-225]
- Chu D, Li XC, Zhang YJ, 2012a. Microsatellite analyses reveal the sources and genetic diversity of the first-introduced Q-biotype population and the well-established B-biotype populations of *Bemisia tabaci* in China. *Acta Entomologica Sinica*, 55(12): 1377 1386.
- Chu D, Tao YL, Chi H, 2012b. Influence of plant combinations on population characteristics of *Bemisia tabaci* (Gennadius) biotypes B and Q. *Journal of Economic Entomology*, 105(3): 930 935.
- Chu D, Tao YL, Zhang YJ, Wan FH, Brown JK, 2012c. Effects of host, temperature and relative humidity on competitive displacement of two invasive *Bemisia tabaci* biotypes [Q and B]. *Insect Science*,

- 19:595 -603.
- Chu D, Wan FH, Tao YL, Liu GX, Fan ZX, Bi YP, 2008. Genetic differentiation of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) biotype Q based on mitochondrial DNA markers. *Insect Science*, 15: 115 – 123.
- Chu D, Wan FH, Zhang YJ, Brown JK, 2010a. Change in the biotype composition of *Bemisia tabaci* in Shandong Province of China from 2005 to 2008. *Environmental Entomology*, 39: 1028-1036.
- Chu D, Zhang YJ, Brown JK, Cong B, Xu BY, Wu QJ, Zhu GR, 2006. The introduction of the exotic Q biotype of *Bemisia tabaci* (Gennadius) from the Mediterranean region into China on ornamental crops. *Florida Entomologist*, 89(2): 168-174.
- Chu D, Zhang YJ, Cong B, Xu BY, Wu QJ, 2005a. Identification for Yunnan Q-biotype *Bemisia tabaci* population. *Chinese Bulletin of Entomology*, 42(1): 54-56. [褚栋,张友军,丛斌,徐宝云,吴青君, 2005a. 云南 Q 型烟粉虱种群的鉴定. 昆虫知识, 42(1): 54-56]
- Chu D, Zhang YJ, Cong B, Xu BY, Wu QJ, Zhu GR, 2005b. Sequence analysis of mtDNA CO I gene and molecular phylogeny of different geographical populations of *Bemisia tabaci* (Gennadius). Scientia Agriculture Sinica, 38(1): 76 85. [褚栋,张友军,丛斌,徐宝云,吴青君,朱国仁,2005b. 烟粉虱不同地理种群的 mtDNA CO I 基因序列分析及其系统发育.中国农业科学,38(1): 76 85]
- Chu D, Zhang YJ, Wan FH, 2010b. Cryptic invasion of the exotic Bemisia tabaci biotype Q occurred widespread in Shandong Province of China. Florida Entomologist, 93: 203 – 207.
- De Barro PJ, Liu SS, Boykin LM, Dinsdale A, 2011. *Bemisia tabaci*: a statement of species status. *Annual Review of Entomology*, 56 · 1 19.
- Dennehy TJ, Degain BA, Harpold VS, Brown JK, Morin S, Fabrick JA, Byrne FJ, Nichols RL, 2005. New challenges to management of whitefly resistance to insecticides in Arizona. In: Byrne DN, Baciewicz P eds. University of Arizona Cooperative Extension Vegetable Report. Series P-144. 31 pp. http://arizona.openrepository.com/arizona/bitstream/10150/215014/1/az1382_2-2005.pdf.
- Fu HB, Chu D, Li JH, Geng QH, Sun WP, 2007. The damage of Bemisia tabaci biotype Q in Shenyang International Horticultural Exposition in 2006. Plant Quarantine, (6): 388. [付海滨, 褚 栋,李俊环,耿庆华,孙文鹏, 2007. 2006 年沈阳世界园艺博 览会园区发现 Q 型烟粉虱的危害. 植物检疫, (6): 388]
- Gao CS, Guo D, Liu GX, Tao YL, Zhang YJ, Chu D, 2012. Genetic diversity analysis of the Q-biotype populations of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) from the Eastern Mediterranean regions using mtCOI and microsatellite markers. *Acta Entomologica Sinica*, 54(12): 1416 1422. [高长生,国栋,刘国霞,陶云荔,张友军,褚栋,2012. Q型烟粉虱东地中海种群遗传多样性的 mtCOI 与 SSR 分析,昆虫学报,54(12): 1416 1422]
- Gelembiuk GW, May GE, Lee CE, 2006. Phylogeography and systematics of zebra mussels and related species. *Molecular Ecology*, 15: 1033 1050.
- Gottlieb Y, Zchori-Fein E, Mozes-Daube N, Kontsedalov S, Skaljac M,

- 2010. The transmission efficiency of tomato yellow leaf curl virus is correlated with the presence of a specific symbiotic bacterium species. *Journal of Virology*, 84: 9310 9317.
- Horowitz AR, Gorman K, Ross G, Denholm I, 2003. Inheritance of pyriproxyfen resistance in the whitefly, *Bemisia tabaci* (Q biotype).

 Archives of Insect Biochemistry and Physiology, 54(4): 177 186.
- Hu J, De Barro PJ, Zhao H, Wang J, Nardi F, Liu SS, 2011. An extensive field survey combined with a phylogenetic analysis reveals rapid and widespread invasion of two alien whiteflies in China. *PLoS* ONE, 6(1); e16061.
- Iida H, Kitamura T, Honda HI, 2009. Comparison of egg-hatching rate, survival rate and development time of the immature stage between B-and Q-biotypes of *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Homoptera: Aleyrodidae) on various agricultural crops. *Applied Entomology and Zoology*, 44: 267 273.
- Ji YH, Xiong RY, Cheng ZB, Zhou T, Zhao TM, Yu WG, Fan YJ, Zhou YJ, 2008. Molecular diagnosis of tomato yellow leaf curl disease in Jiangsu Province. *Acta Horticulturae Sinica*, 35: 1815 1818. [季英华,熊如意,程兆榜,周彤,赵统敏,余文贵,范永坚,周益军,2008. 江苏省番茄黄化曲叶病的病原分子诊断.园艺学报,35(12): 1815 1818]
- Luo C, Jones CM, Devine G, Zhang F, Denholm I, Gorman K, 2010.
 Insecticide resistance in *Bemisia tabaci* biotype Q (Hemiptera: Aleyrodidae) from China. *Crop Protection*, 29: 429 434.
- Luo C, Yao Y, Wang RJ, Yan FM, Hu DX, Zhang ZL, 2002. The use of mitochondrial cytochrome oxidase I (mtCO I) gene sequences for the identification of biotypes of *Bemisia tabaci* (Gennadius) in China. *Acta Entomologica Sinica*, 45(6): 759-763. [罗晨,姚远,王戎疆,阎凤鸣,胡敦孝,张芝利, 2002. 利用 mtDNA CO I 基因序列鉴定我国烟粉虱的生物型. 昆虫学报, 45(6): 759-763]
- Miura O, 2007. Molecular genetic approaches to elucidate the ecological and evolutionary issues associated with biological invasions. *Ecological Research*, 22: 876 – 883.
- Mugiira RB, Liu SS, Zhou XP, 2008. Tomato yellow leaf curl virus and Tomato leaf curl Taiwan virus invade south-east coast of China. Journal of Phytopathology, 156: 217-221.
- Muňiz M, 2000. Host suitability of two biotypes of *Bemisia tabaci* on some common weeds. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 95: 63-70.
- Muňiz M, Nombela G, 2001. Differential variation in development of the B- and Q-biotypes of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) on sweet pepper at constant temperatures. *Environmental Entomology*, 30(4): 720 - 727.
- Nauen R, Stumpf N, Elbert A, 2002. Toxicological and mechanistic studies on neonicotinoid cross resistance in Q-type Bemisia tabaci (Hemiptera: Aleyrodidae). Pest Management Science, 58 (9): 868 – 875.
- Pan HP, Chu D, Yan WQ, Su J, Liu BM, Wang SL, Wu QJ, Xie W, Jiao XG, Li RM, Yang NA, Yang X, Xu BY, Brown JK, Zhou XG, Zhang YJ, 2012. Rapid spread of *Tomato yellow leaf curl virus* in China is aided differentially by two invasive whiteflies. *PLoS*

- ONE, 7(4): e34817.
- Pan HP, Chu D, Ge DQ, Wang SL, Wu QJ, Xie W, Jiao XG, Liu BM, Yang X, Yang NN, Su Q, Xu BY, Zhang YJ, 2011. Further spread of and domination by *Bemisia tabaci* biotype Q on field crops in China. *Journal of Economic Entomology*, 104: 978 – 985.
- Qiu BL, Ren SX, Wen SY, Mandour NS, 2003. Biotype identification of the populations of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) in China using RAPD-PCR. *Acta Entomologica Sinica*, 46(5): 605 608. [邱宝利, 任顺祥, 温硕洋, Mandour NS, 2003. 利用 RAPD-PCR 方法鉴定我国烟粉虱的生物型. 昆虫学报, 46(5): 605 608]
- Rao Q, Luo C, Zhang H, Guo X, Devine GJ, 2011. Distribution and dynamics of *Bemisia tabaci* invasive biotypes in central China. *Bulletin of Entomological Research*, 101(1): 81 – 88.
- Rauch N, Nauen R, 2003. Identification of biochemical markers linked to neonicotinoid cross resistance in *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). Archives of Insect Biochemistry and Physiology, 54 (4): 165-176.
- Saltonstall K, 2002. Cryptic invasion by a non-native genotype of the common reed, *Phragmites australis*, into North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(4): 2445 2449.
- Shen Y, Du YZ, Ren SX, Qiu BL, 2011. Preliminary study of succession of *Bemisia tabaci* biotypes in Jiangsu Province, China. Chinese Journal of Applied Entomology, 48(1): 16-21. [沈媛, 杜予州, 任顺祥, 邱宝利, 2011. 江苏地区烟粉虱生物型演替研究初报. 应用昆虫学报, 48(1): 16-21]
- Sun ZW, Yang JX, Zhang MZ, Li XD, 2009. Occurrence and control of Tomato yellow leaf curl virus disease in Shandong Province. *China Vegetables*, 21:5-6. [孙作文,杨进緒,张美珍,李向东,2009. 山东省番茄黄化曲叶病毒病的发生及其防治.中国蔬菜,21:5-6]
- Teng X, Wan FH, Chu D, 2010. *Bemisia tabaci* biotype Q dominates other biotypes across China. *Florida Entomologist*, 93: 363 368.

- Tsutsui ND, Suarez AV, Holway DA, Case TJ, 2001. Relationships among native and introduced populations of the Argentine ant (*Linepithema humile*) and the source of introduced populations.

 Molecular Ecology, 10: 2151 2161.
- Wan FH, Xie BY, Yang GQ *et al.*, 2011. Invasion Biology. Science Press, Beijing. [万方浩, 谢丙炎, 杨国庆等, 2011. 入侵生物 学. 北京: 科学出版社]
- Wang Z, Yan H, Yang Y, Wu Y, 2010. Biotype and insecticide resistance status of the whitefly *Bemisia tabaci* from China. *Pest Management Science*, 66: 1360 1366.
- Wang JH, Luo C, Liu TX, Zhang F, Li YX, 2011. Effects of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) biotype on host selection and development of *Encarsia sophia* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Acta Entomologica Sinica*, 54(6): 687 693. [王继红,罗晨,刘同先,张帆,李元喜,2011. 烟粉虱生物型对浅黄恩蚜小蜂寄主选择及个体发育的影响. 昆虫学报,54(6): 687 693]
- Winkler G, Dodson JJ, Lee CE, 2008. Heterogeneity within the native range: population genetic analyses of sympatric invasive and noninvasive populations of the freshwater invading copepod Eurytemora affinis. Molecular Ecology, 17: 415 - 430.
- Wu JB, Dai FM, Zhou XP, 2006. First report of *Tomato yellow leaf curl virus* in China. *Plant Disease*, 90(10): 1359. http://apsjournals.apsnet.org/doi/abs/10.1094/PD-90-1359C.
- Wu SW, Wang ZY, Wu YD, 2010. Competition between the B and Q biotypes of *Bemisia tabaci* and its relevance to insecticide resistance. *Chinese Bulletin of Entomology*, 47(6): 1118 1121. [武淑文,王震宇,吴益东,2010. B和Q型烟粉虱种群竞争与抗药性的关系. 昆虫知识,47(6): 1118 1121]
- Xu J, Wang WL, Liu SS, 2006. The occurrence and infestation of Bemisia tabaci biotype Q in partial regions of Zhejiang province. Plant Protection, 32(4): 121. [徐婧, 王文丽, 刘树生, 2006. Q 型烟粉虱在浙江局部地区大量发生危害. 植物保护, 32(4): 121]

(责任编辑: 袁德成)